Vestnik zoologii, **34**(1–2): 49–54, 2000

УДК 598.20 : 591.173 : 577.121.7

ЭНЕРГОТРАТЫ ПРИ ПОДВОДНОМ ПЛАВАНИИ У НЕКОТОРЫХ ВИДОВ ПТИЦ И ИХ СРАВНИТЕЛЬНАЯ ОЦЕНКА

Ю. Е. Мордвинов

Институт биологии южных морей НАН Украины, пр. Нахимова, 2, Севастополь, 335011 Украина

Получено 22 июля 1998

Энерготраты при подводном плавании у некоторых видов птиц и их сравнительная оценка. Мордвинов Ю. Е. — Экспериментально получены и в сравнительном плане проанализированы данные по энерготратам при плавании под водой с различными скоростями краснолицых бакланов (*Phalacrocorax urile* Gm.), топорков (*Lunda cirrhata* Pall.) и тонкоклювых кайр (*Uria aalge* Pontopp.) разных размеров. Соотношение активного обмена и скорости плавания птиц подчинено параболической зависимости. Установлено, что меньшие энерготраты у тонкоклювой кайры, несколько большие — у топорка и еще большие — у краснолицего баклана. Энерготраты значительно возрастают, начиная со скоростей движения 1,0–1,1 м/с, т. е. равных 2–3 длинам тела в секунду. Уровень затрат у исследованных птиц выше, чем у сравниваемых пелагических рыб при одинаковых скоростях плавания.

Ключевые слова: птицы, плавание, энерготраты, адаптация, экоморфология.

Energy Expenditures in Some Species of Birds at the Underwater Swimming and their Comparative Estimatiom. Mordvinov Yu. E. — Experimental data on energy expenditures of *Phalacrocorax urile* Gm., *Lunda cirrhata* Pall. and *Uria aalge* Pontopp. of different sizes and speeds of underwater swimming are obtained and compared. Ratio of the active metabolism to swimming speed is approximated by the parabolic relationship. Minimal energy expenditures were recorded for *U. aalge* and were found to increase through *L. cirrhata* to *P. urile.* Energy expenditures mostly increase from speeds of swimming of about 1.0–1.1 $m \cdot s^{-1}$ (i. e. equal 2–3 body length s^{-1}). At equal speeds of swimming, energy expenditures of birds exceed that of the studied species of pelagic fishes.

Key words: bird swimming, energy requirements, adaptation, ecomorphology.

Введение

Становление вторичноводных позвоночных, в том числе птиц, — это проблема коренной смены среды обитания и постепенной выработки адаптаций, обеспечивающих возможность такой смены, и является кардинальной в эволюционной и экологической морфологии животных. Степень приспособленности к жизни в воде отдельных видов птиц различна, различны и пути освоения ими этой среды, не одинаковы соответственно и морфологические адаптации в особенностях строения тела, перьевого покрова, локомоторных органов и их функционирования, гидростатике и т. д., оказывающих самое непосредственное влияние на гидродинамику и, в связи с этим, на экономичность плавания.

Вопросам затрат энергии птиц при полете, в том числе и водоплавающих, посвящено довольно большое число работ отечественных и зарубежных авторов, что же касается исследований, связанных с энергозатратами при плавании с разными скоростями под водой птиц из разных систематических и экоморфологических групп, то их очень мало (Кокшайский, 1974; Шмидт-Ниельсен, 1987 и др.). Известно несколько работ зарубежных авторов, в которых рассматриваются уровни энергетического обмена у некоторых видов пингвинов, находящихся в состоянии покоя, при обогревании птенцов, чистке оперения, принудительном и свободном нырянии, поиске пищи под водой, передвижении по твердому субстрату и т. д. (Kooyman et al., 1982; Butler, Woakes, 1984; Davis, Kooyman, 1984; Costa et al., 1986).

Методы

Потребление кислорода птицами определялось с помощью респирометра, а затем по потребленному кислороду рассчитывали энерготраты, или они находились путем введения птицам радиоактивной воды с последующим измерением остаточной радиоактивности в крови. Однако сведения по энергетическим тратам пингвинов при плавании в толще воды с разными скоростями, насколько нам известно, в литературе отсутствуют. Немного таких данных и по другим видам водоплавающих птиц, хотя имеются сведения по энерготратам при плавании по поверхности воды с разными скоростями некоторых пластинчатоклювых, в частности кряквы (*Anas platyrhynchos*) и хохлатой чернети (*Aythya fuligula*) (Prange, Schmidt-Nielsen, 1970; Woakes, Butler, 1986).

Цель настоящей работы заключается в том, чтобы на основании экспериментов, проведенных с краснолицыми бакланами (*Phalacrocorax urile*), топорками (*Lunda cirrhata*) и тонкоклювыми кайрами (*Uria aalge*) получить и в сравнительном плане проанализировать данные по энергетическим тратам на плавание под водой с различными скоростями с учетом их экоморфологических особенностей. Уровень активного обмена — важнейший показатель, позволяющий оценить степень экоморфологической, гидродинамической и физиологической адаптации водных животных, в том числе птиц разных форм и размеров, к движению в воде. Такие исследования представляют определенный интерес в плане экоморфологии, гидробиологии, гидродинамики, биоэнергетики и др.

Исходя из того, что работа, выполняемая птицей для преодоления сопротивления воды при плавании, определяется активным обменом, найдя величину работы, можно рассчитать уровень активного обмена. Задача заключалась в определении скорости подводного движения птиц на горизонтальном участке и силы тяги, необходимой для продуцирования этой скорости. Мощность рассчитывалась по формуле: $N=F \times V$, где F — сила тяги или сопротивления воды (кГ); V — скорость плавания птицы (м/с).

Скорость плавания находилась опытным путем. Эксперименты со взрослыми особями указанных видов птиц проводились автором в экспедициях на Командорских островах (о. Арий камень и о. Медный) летом и осенью 1975 и 1988 гг. Подопытные птицы плавали, как в гидролотке, так и на открытой воде (в естественных условиях). Экспериментальный лоток имел длину 6,0 м и сечение $0{,}85 \times 0{,}85$ м^2. В одну из стенок гидролотка вмонтировано окно из оргстекла, позволяющее проводить боковую киносъемку и наблюдать за положением птицы в толще воды и работой локомоторных органов. Противоположную стенку лотка и его дно для увеличения контрастности окрасили в белый цвет и на них нанесли масштабные отметки. Киносъемка производилась в плане и сбоку кинокамерой КСР-1М на 35 мм кинопленку марки А-2 и КН-3 в зависимости от освещенности поля съемки. Частоту съемки тщательно регулировали и она составляла 24 или 32 кадра в секунду (точность измерения времени ± 2%). Выбранная частота съемки была вполне приемлемой, и локомоторные органы (крылья, ноги) на кадрах не были размытыми (расплывчатыми), поскольку при максимальной скорости плавания частота работы движителей составляла до 3 Гц, т. е. на один цикл работы движителя приходилось 8—11 кадров. Кинокамеру включали еще до появления птицы в кадре, что позволяло набирать заданную скорость съемки. Скорость плавания птиц и ускорение движения по инерции определяли по кинограммам. Силу тяги находили по общеизвестной формуле $F=m \times a$, где m — масса тела птицы, a — ускорение. Зная силу тяги, вычисляли развиваемую птицей мощность. Далее, по мощности находили число калорий, затраченных на движение птицы с данной скоростью, при условии (Матюхин, 1973; Шмидт-Ниельсен, 1987 и др.), что механический эквивалент 1 ккал равнозначен 426,85 кГм или мощности, равной 1 Вт соответствуют затраты 13,35 кал/мин. Чтобы сравнить энергозатраты на плавание исследованных птиц с таковыми, например, разных видов рыб (в литературе для них чаще всего приводятся данные по потребленному кислороду), мы использовали энергетический эквивалент 1 л кислорода, равный 4,8 ккал.

Кроме указанного способа, проводили также эксперименты по прямому определению тяговых усилий и скоростей движения под водой этих видов птиц в условиях открытой воды с помощью лесы, намотанной на свободно вращающуюся спиннинговую катушку. Данный метод довольно часто используется при проведении подобных экспериментов с рыбами (Gero, 1952; Ohlmer, 1964 и др.). Один конец лесы крепился к цевке. Чтобы леса, имеющая диаметр 0,3 мм, не «резала» цевку, участок крепления предварительно обертывался бинтом. Скорость сматывания лесы фиксировалась секундомером, а тяговое усилие определялось динамометром. Скорость сматывания лесы начинали измерять на участке установившегося плавания птицы, т. е. после 5—7 м смотанной лесы. Был выбран удобный участок свободной от водорослей воды в виде естественного канала длиной около 30 м, шириной от 3 до 5 м и глубиной до 2—3 м. Это позволило птице плыть под водой по прямой. Добытые на гнездах взрослые птицы не имели на теле видимых дефектов и находились в хорошем состоянии. В опытах использовались 3 особи тонкоклювой кайры массой тела 0,90, 0,92 и 0,95 кг и длиной от конца клюва до конца позвоночного столба (L_1) 38,5, 39,0 и 39,0 см; 3 топорка массой тела 0,70, 0,70 и 0,72 кг и длиной 31,5, 32,0 и 32,5 см и 3 особи краснолицего баклана массой тела 2,0, 2,05 и 2,1 кг и длиной 58,5, 58,5 и 59,0 см. С каждой птицей проводили по 5—7 экспериментов, затем давали ей отдохнуть около часа и опыты повторяли. Полученные данные по скоростям подводного плавания птиц и развиваемые при этих скоростях тяговые усилия в обоих методических подходах сравнивались между собой. Колебания значений при равных скоростях движения каждого вида составляли не более 10%. Многочисленная повторность опытов позволила получить скорости движения в довольно широком диапазоне: для краснолицего баклана от 0,4 до 1,7 м/с; для топорка от 0,6 до 1,5 м/с и для тонкоклювой кайры от 0,5 до 2,1 м/с. В литературе имеются сведения, что большой баклан (*Phalacrocorax carbo* (L.) способен развивать скорость под водой до 2,5—3,3 м/с (Ку-

рочкин, 1971). Вероятно, такие скорости являются предельными для бакланов вообще и могут отмечаться в течение очень короткого времени. Более высоких скоростей подводного плавания краснолицего баклана, чем 1,7 м/с, нам отметить ни разу не удалось. У топорка и тонкоклювой кайры зафиксированы и большие скорости (для топорка — 1,9 м/с, для кайры — 2,6 м/с), но, к сожалению, определить тяговые усилия при них не удалось. Вероятно, они будут очень высоки. Эксперименты проводились при температуре воды 9—10°.

Исследованные птицы относятся к разным систематическим группам и отличаются морфоэкологически. Краснолицый баклан — представитель отряда веслоногих (Pelecaniformes), длительное время проводит в воде, хорошо плавает и ныряет, способен достигать глубины до 10 м и оставаться под водой до 2—3 мин. Питается в основном рыбой. В то же время он обладает относительно хорошими (по сравнению с чистиковыми) летными качествами, но гидродинамически менее совершенен (Мордвинов, 1977, 1984). Топорок и тонкоклювая кайра относятся к отряду Charadriiformes сем. Alcidae. Это типичные морские птицы, превосходные пловцы, ныряющие на довольно большие глубины до 170—180 м (Piatt, Nettleship, 1983) и остающиеся под водой до 9 мин (Судиловская, 1962). В погоне за добычей способны развивать высокую скорость, обладают исключительной маневренностью. Одна из главных отличительных особенностей чистиковых — использование крыльев в качестве основного движителя в толще воды, в то время как бакланы плавают с помощью тазовых конечностей, т. е. и те, и другие виды обладают менее совершенным локомоторным органом весельного типа (по сравнению с ундуляционным), однако у чистиковых он гидродинамически и энергетически более выгодный.

Результаты

Экспериментами установлено, что сила тяги, развиваемая подопытными птицами при одинаковых скоростях движения, различна. Нами найдены величины удельной тяги птиц. Под удельной тягой понимается сила тяги (F), отнесенная к единице массы тела птицы (кг). Тяговые усилия с ростом скоростей движения птиц растут не линейно, как это характерно наземным животным, а по экспоненте. Наибольшие усилия при равных скоростях затрачивает краснолицый баклан, меньшие — топорок и красноклювая кайра, причем с увеличением скоростей различия возрастают, достигая своего максимума при пиках зафиксированных скоростей. В диапазоне от 0,4 до 1,1—1,2 м/с значения силы тяги у птиц увеличиваются сравнительно не намного, от 250 Г/кг до 350—400 Г/кг, т. е. примерно в 1,5 раза, в то время как при скоростях от 1,1 до 1,7 м/с (баклан) и до 2,1 м/с (кайра) значения удельной тяги существенно возрастают — от 400 до 800 Г/кг и от 350 до 1000 Г/кг, т. е. соответственно в 2 и 3 раза. Очевидно, по этой причине птицы большую часть времени в природе и в экспериментах плавают со скоростью до 1,0—1,2 м/с, т. е. равной 2—3 длинам их тела.

Представляет интерес сравнить полученные данные по силе тяги и скоростям плавания птиц с таковыми для рыб. Матюхин В. А. (1973) приводит сведения по язю (*Leuciscus idus*). Значения удельной тяги получены в диапазоне скоростей от 0,2 до 1,2 м/с. Так, при скорости 0,5 м/с язь создает тяговое усилие 50 Г/кг, при 0,8 м/с — 125 Г/кг, а при 1,2 м/с — 260 Г/кг; для краснолицего баклана эти значения при соответствующих скоростях составили: 280 Г/кг, 325 Г/кг и 450 Г/кг; для топорка — 270 Г/кг, 300 Г/кг и 400 Г/кг, а для тонкоклювой кайры — 250 Г/кг, 275 Г/кг и 375 Г/кг. Из приведенных данных видно, что различия довольно большие, хотя язя и нельзя причислить к лучшим пловцам среди рыб, однако в гидродинамическом отношении он превосходит исследованных птиц, относящихся к видам, глубоко специализированным к жизни в водной среде.

На рисунке 1 показана графическая зависимость потребления кислорода от скорости плавания птиц под водой. Здесь же для сравнения приведены данные по активному обмену при различных скоростях движения байкальского хариуса (*Thymallus arcticus baicalensis*) массой тела 0,36 кг и длиной 0,31 м (Матюхин и др., 1984).

Как видно, соотношение активного обмена и скорости плавания птиц подчинено параболической зависимости. Меньшие энергетические затраты при

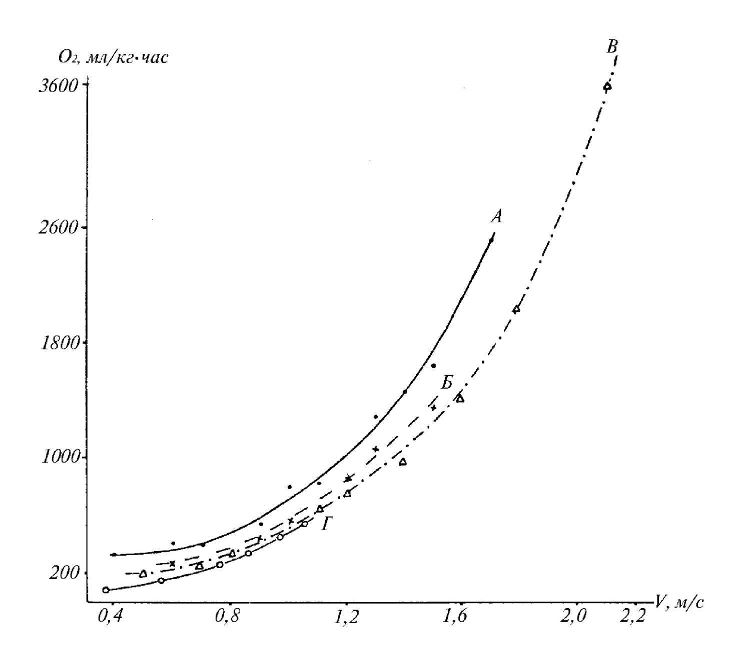


Рис. 1. Зависимость потребления кислорода от скорости плавания под водой краснолицего баклана (*А*), топорка (*Б*), тонкоклювой кайры (*В*) и байкальского хариуса (*Г*).

Fig. 1. Relationship between oxygen consumption and speed of underwater swimming of *Phalacrocorax urile* (*A*), *Lunda cirrhata* (*Б*), *Uria aalge* (*В*) and *Thymallus arcticus baicalensis* (*Г*).

равных скоростях характерны тонкоклювой кайре, несколько большие — топорку и еще большие — краснолицему баклану. Причем потребление кислорода птицами резко возрастает, начиная со скоростей движения 1,0—1,1 м/с и выше. Интересно отметить, что у ныряющих птиц анаэробное расщепление гликогена происходит так же успешно, как и аэробное (Scholander, 1940; Boyd, 1964 и др.), поэтому, надо полагать, при нырянии и определенных режимах движения птицы могут переходить на анаэробный способ получения энергии.

У байкальского хариуса траты кислорода при равных с птицами скоростях движения ниже (рис. 1), примерно такие же энерготраты как у хариуса, отмечены у омуля (*Coregonus autumnalis migratorius*) (Матюхин, 1973; Кокшайский, 1974). Дж. Бретт (Brett, 1963) установил, что нерки (*Oncorhynchus nerka*) массой тела 47,9 г и длиной 18,7 см при скорости плавания 0,75 м/с имели удельную мощность (на единицу массы тела и за вычетом величины стандартного обмена) 2,54 кал/г·час. По нашим данным удельная мощность у краснолицего баклана при скорости 0,75 м/с составила 2,80 кал/г·час, топорка — 2,70 кал/г·час и у тонкоклювой кайры — 2,66 кал/г·час, т. е. выше, чем у нерки. Незначительные отличия в данных показателях нерки и птиц, вероятно, объясняются большой массой тела последних, поскольку известно (Kleiber, 1932; Hemmingsen, 1950 и др.), что у животных одного вида, но отличающихся размерами и массой тела, отмечается общая закономерность в снижении энергетического обмена на единицу массы при возрастании массы животного. Поэтому, если определить удельную мощность у нерки, массой тела, равной таковой у птиц, то она будет ниже и различия в величинах увеличатся, так как нерка, хариус и омуль, значительно их превосходят в пловцовских качествах.

В экспериментах с обыкновенной кряквой (масса тела — 1081 г) кислородным методом получены уровни метаболизма в состоянии покоя и при плавании по поверхности воды со скоростью 1,35—0,70 м/с (Prange, Schmidt-Nielsen, 1970). Этими авторами установлено, что у кряквы потребление кислорода в состоянии покоя составило 1,28 л/кг·час. Уровень обмена при скоростях 0,35—

0,50 м/с повысился в 2,2 раза, а при скорости 0,70 м/с — в 4,1 раза. Как видно, затраты при плавании резко возрастают и у кряквы они превышают таковые, полученные нами у исследованных птиц при подводном плавании. Причем затраты у баклана, топорка и кайры меньшие, чему кряквы, даже при значительно больших скоростях движения. Как справедливо указывает Н. В. Кокшайский (1974), высокие уровни метаболизма при плавании кряквы объясняются относительно большой долей затрат на поддержание функций организма, непосредственно с локомоцией не связанных, поскольку в плавательные движения вовлекается малая часть мускулатуры птицы.

С помощью экспериментов с 10 взрослыми особями хохлатой чернети массой тела от 540 до 680 г в лабораторных условиях получены уровни метаболизма при плавании на поверхности воды со скоростью 0,2—0,8 м/с (Woakes, Butler, 1986). Установлено, что при скорости плавания 0,5 м/с потребление кислорода составило 270—330 мл/мин, т. е. в среднем 300 мл/мин при средней массе тела птицы 610 г, или 30 л/кг·час на единицу массы. При скорости 0,8 м/с потребление кислорода увеличилось в 2,7 раза, т. е. составило 81,0 л/кг·час. Это очень высокие уровни метаболизма, во много раз превышающие таковые у кряквы при равных скоростях плавания.

Существуют скорости, при которых энергетические затраты минимальны за единицу времени, однако затраты на единицу пути («цена транспорта») будут минимальны, если птица плывет с несколько большей скоростью (такая скорость чаще всего используется при погоне за добычей). Поэтому представляет интерес рассчитать энергетическую стоимость единицы пути на основании полученных данных по энерготратам на плавание птиц. В таблице 1 приведены затраты кислорода за час плавания и на 1 км пути. Видно, что в диапазоне скоростей от 0,5 до 1,0 м/с затраты кислорода на преодоление единицы пути минимальны, в то же время затраты на единицу времени в этом диапазоне скоростей увеличиваются почти в 1,5—2,0 раза, т. е. при движении с большей скоростью нагрузка на организм идет по все возрастающей кривой. Если, например, расход кислорода тонкоклювой кайрой за единицу времени при скорости 0,5 м/с принять за единицу, то при скорости 0,8; 1,2; 1,6; 1,8 и 2,1 м/с они соответственно составят: 1,4; 3,5; 6,6; 9,6 и 16,6 единиц, в то время как расход ки-

Таблица 1. Расход кислорода за 1 час и на 1 км пути при различных скоростях плавания птиц под водой

Table 1. Oxygen expenditures (ml O_2 hour $^{-1}$ km^{-1}) of birds at different speeds of under water swimming

Вид	L_1, м	V, м/с	O_2, мл/кг□час	O_2, мл/кг□час
Phalacrocorax urile	0,58	0,6	350 (1,0)	159 (1,0)
		0,7	396 (1,1)	157 (1,0)
		0,9	540 (1,5)	167 (1,0)
		1,4	1440 (4,0)	285 (1,7)
		1,7	2520 (7,2)	420 (2,6)
Lunda cirrhata	0,32	0,6	288 (1,0)	133 (1,0)
		1,0	576 (2,0)	160 (1,2)
		1,3	1080 (3,7)	210 (1,6)
		1,5	1368 (4,7)	253 (1,9)
Uria aalge	0,39	0,5	216 (1,0)	120 (1,0)
		0,8	360 (1,4)	125 (1,0)
		1,2	756 (3,5)	176 (1,4)
		1,6	1404 (6,5)	244 (2,0)
		1,8	2088 (9,6)	322 (2,7)
		2,1	3600 (16,6)	477 (4,0)

Примечание. Цифры в скобках показывают, во сколько раз увеличивается потребление кислорода с ростом скоростей плавания. За единицу принята минимальная скорость движения.

слорода на единицу пути увеличится всего в 4,0 раза. Это расчетные данные, а на практике, по-видимому, птица не в состоянии израсходовать такое большое количество кислорода за те секунды, в течение которых движется с максимально доступными скоростями. Поэтому обычно птицы плавают со скоростью 1,0—1,2 м/с. Аналогичная картина наблюдается и у рыб (Белокопытин, 1988 и др.), только у них диапазон различий еще больше.

Выводы

Таким образом, более высокие энерготраты на единицу массы тела при плавании под водой с одинаковыми скоростями у краснолицего баклана по сравнению с топорком и тонкоклювой кайрой свидетельствуют о худших гидродинамических качествах его формы тела и меньшей эффективности локомоторного аппарата. Относительно высокие скорости движения тонкоклювой кайры и соответственно значительные траты энергии при них говорят о большой возможности этого вида форсировать энергообмен в экстремальных условиях. Исследованные птицы в гидродинамическом и энергетическом отношениях уступают многим пелагическим видам рыб.

Белокопытин Ю. С. Энергетический обмен и скоростная выносливость азовской хамсы при движении // Экология моря. — 1988. — **29**. — С. 55—59.
Кокшайский Н. В. Очерк биологической аэро- и гидродинамики. — М. : Наука, 1974. — 256 с.
Курочкин Е. Н. Адаптивные особенности строения и локомоция водных птиц // Итоги науки. ВИНИТИ. Сер. биол. Зоол. позвоночных. — 1971. — С. 94—135.
Матюхин В. А. Биоэнергетика и физиология плавания рыб. — Новосибирск : Наука, 1973. — 153 с.
Матюхин В. А., Хаскин В. В., Шошенко К. А. Исследование энергетики движения рыб. — Новосибирск : Наука, 1984. — 136 с.
Мордвинов Ю. Е. Гидродинамические особенности некоторых водных птиц // Биология моря. — 1977. — **5**. — С. 63—69.
Мордвинов Ю. Е. Функциональная морфология плавания птиц и полуводных млекопитающих. — Киев : Наук. думка, 1984. — 168 с.
Судиловская А. М. Основные черты строения и распространения чистиков и пингвинов // Науч. докл. высш. шк. : Биол. науки. — 1962. — № 1. — С. 34—37.
Шмидт-Ниельсен К. Размеры животных: почему они так важны? — М. : Мир, 1987. — 264 с.
Boyd H. S. Article «Swimming and diving» // New Dict. Birds / Ed. A. L. Thomson. — London ; New York, 1964. — P. 225–318.
Brett J. R. The energy required for swimming by young sockeye salmon with a comparison of the drag force on a dead fish // Trans. Roy. Soc. Canada. — 1963. — **4**, № 1. — P. 441—457.
Butler P. J. Woakes A. J. Heart rate and aerobic metabolism in Humboldt penguins, Spheniscus humboldti, during voluntary dives // J. Exp. Biol. — 1984. — № 103. — P. 419—428.
Costa D. P., Dann P., Disher W. Energy requirements of free ranging little penguin, Eudyptula minor // J. Comp. Biochem. and Physiol. — 1986. — **85**, № 1. — P. 136—138.
Davis R. W., Kooyman G. L. Free ranging energetics of penguins // Seabird Energ. : Proc. Symp. Honolulu Haw. 23—24 Aug. 1983. — New York ; London, 1984. — P. 245—253.
Gero D. R. The hydrodinamic aspects of fish propulsion // Amer. Mus. Novitates. — 1952. — № 1601. — P. 1—32.
Hemmingsen A. M. The relation of standart (basal) energy metabolism to total fresh weight of living organisms // Rep. Steno Mem. Hosp., Copenhagen. — 1950. — № 4. — P. 1—58.
Kleiber M. Body size and metabolism // Hilgardia. — 1932. — № 6. — P. 315—353.
Kooyman G. L., Davis R. W., Croxall J. P., Costa D. P. Diving Dipths and Energy Requirements of King Penguins // Science. — 1933. — № 217. — P. 726—727.
Ohlmer W. Undersuchungen uder die Beriehungen zwischen Korperform und Bewegungsmedium bei Fischen aus stehenden Binnengewassern // Zool. Jahrb. Anat. — 1964. — **81**, № 2. — P. 151—240.
Piatt J. F., Nettleship D. N. Diving depts of four alcids // Auk. — 1983. — **102**, № 2. — P. 293—297.
Prange H. D., Schmidt-Nielsen K. The metabolic cost of swimming in ducks // J. Exper. Biol. — 1970. — **53**, № 3. — P. 763—777.
Scholander P. E. Experimental investigations on the respiration in diving mammals and birds // Hvalraadets Skr. ur. Z. Norska Vid Acad. — 1940. — P. 1—131.
Woakes A. J., Butler P. J. Respiratory, circulatory and metabolic adjustments during swimming in the fulted duck, Aythya fuligula // J. Exp. Biol. — 1986. — № 120. — P. 215—231.